

*SUR LES VARIATIONS
DE LITTORINA SAXATILIS*

VIII. Les populations de la Ria de Camariñas.

Par E. FISCHER-PIETTE, J.-M. GAILLARD et M^{lle} D. DELMAS

A. DESCRIPTION DE DEUX VARIÉTÉS NOUVELLES.

Avant d'aborder le sujet de notre étude il nous faut décrire deux variétés nouvelles dont les noms auront à être employés dans notre texte.

Variété **rubrolineata** nov.

Cette variété est caractérisée par la présence, sur une teinte de fond orangée, de lignes spirales rouges occupant les sillons. Elle est apparentée à la variété *lineata*, mais les lignes spirales de cette dernière étant noires (sur fond jaunâtre ou grisâtre en général), nous pensons qu'il y a lieu de l'en distinguer.

C'est dans la Ria de Vigo que nous l'avons d'abord remarquée, dans la baie de Bayona (au revers du château et à la Punta de Santa Marta). Nous la connaissons aussi de la Franca (Asturies), de la baie des Trépassés, de la baie de Douarnenez (Pointe Talagrip), du Minou près de Brest, de Melon, de la Pointe de Pontusval, de Ploumanac'h et de l'île Bréhat (Phare du Paon). Nous verrons plus loin qu'elle existe aussi dans la Ria de Camariñas.

Variété **Salvati** nov.

Cette variété est caractérisée par la présence, sur une teinte de fond jaune à orange-rouge, d'une ligne ou étroite bande blanche, ou de deux lignes blanches presque contiguës, occupant une position sous-équatoriale. Le plus souvent elle n'est visible que sur le dernier tour, apparaissant juste au-dessous du sommet de l'ouverture, mais elle peut aussi se trouver un peu plus haut, soit à cheval sur la ligne de suture (elle a alors une largeur double, sur le dernier tour, de ce qui se voit avant, où une moitié est cachée), soit juste au-dessus de la suture ; dans ces deux derniers cas elle est visible dès le sommet.

C'est d'abord dans des récoltes faites par M. B. SALVAT dans le bassin d'Arcachon (Île aux Oiseaux) que nous l'avons remarquée. Nous l'avons

récoltée aussi dans la mer intérieure du Morbihan, d'une part à l'île aux Moines, d'autre part à la Pointe du Bler (débouché de la rivière d'Auray) ; dans le port de St. Guénolé ; et sur les rives de l'océan glacial arctique à Varangerbotn (Varangerfjord). Nous verrons plus loin qu'elle existe aussi dans la Ria de Camariñas, où nous en avons trouvé quelques individus, n'ayant la ligne blanche visible que sur le dernier tour.

B. LES POPULATIONS DE *Littorina saxatilis* DE LA RIA DE CAMARIÑAS.

Introduction.

Après que DAUTZENBERG et H. FISCHER (1912, Campagnes Monaco, XXXVII, pp. 187-201 et pl. IX et X), dans des pages que nous considérons comme le numéro I de la présente série de publications, eurent mis au point la connaissance des diverses variétés de *Littorina saxatilis*, il était devenu possible d'aborder l'étude de l'écologie de ces variétés, mais ce n'est que récemment (1960) que commencèrent les publications sur ce sujet. Les deux premières d'entre elles furent d'ailleurs consacrées aux rias, estuaires, et autres domaines abrités (FISCHER-PIETTE et GAILLARD, *J. de Conchyl.*, 1960 et *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1961).

Ces travaux montrèrent que, en allant du fond des estuaires ou rias vers le débouché en mer, on voyait d'abord des populations à côtes très faibles et très nombreuses, et dont les individus étaient tous, ou en très grande majorité, de teinte jaune clair (variété *lutea*) ; en avançant, on voyait les côtes devenir plus fortes et moins nombreuses et les teintes se diversifier.

Après ce premier stade de connaissances, la diversification fut étudiée spécialement lors de l'examen d'une nouvelle Ria, la Ria del Barquero (1961 ; publication en 1964), ce qui montra l'existence de problèmes extrêmement déroutants. La complexité de ces problèmes était telle, qu'il fallait évidemment accumuler d'autres documents, particulièrement à l'occasion de visites de nouvelles Rias permettant des comparaisons.

Or en 1962 fut visitée, pour une étude d'écologie générale (publiée avec J. SEOANE-CAMBA en 1963), la Ria de Camariñas, et à cette occasion nous pûmes récolter dans cette Ria des *Littorina saxatilis* dont nous donnons ici les résultats de l'examen.

L'écologie des diverses formes des *Littorina saxatilis* dans la Ria de Camariñas est-elle relativement simple comme dans la Ria de Vigo par exemple, ou comporte-t-elle les mêmes problèmes que dans la Ria del Barquero, ou d'autres problèmes peut-être ? Telles étaient les questions que nous nous posions *a priori*. Nous allons maintenant présenter les faits. Et nous verrons quelles conclusions peuvent en être tirées.

Rappel de la topographie de la Ria de Camariñas.

La carte n° 1 montre la situation de la Ria de Camariñas : en Galice, à l'angle même des côtes septentrionale et occidentale de la péninsule

ibérique, à 30 km au nord du Cabo Finisterre. La région, granitique est montagneuse, avec toutefois des reliefs nettement moins accentués que ceux qui dominent la Ria de Vigo et un peu moins accentués que ceux qui dominent la Ria del Barquero.

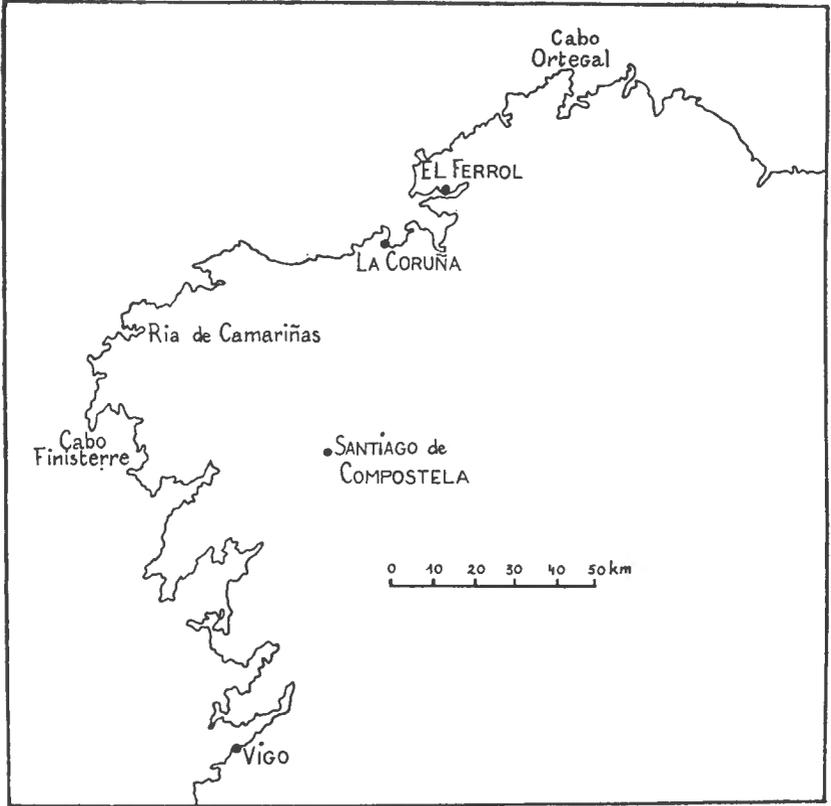


FIG. 1. — Position de la Ria de Camariñas.

La Ria de Camariñas (carte n° 2) est orientée dans le sens est-ouest. Son débouché sur la mer, situé entre la Punta de la Barca (qui marque l'extrémité nord de la presqu'île de Mugia), au sud, et la Punta del Monte Farelo, au nord, est large de 2 km. Si, venant de là, on entre dans la Ria, on se trouve d'abord dans un golfe assez vaste constituant la partie marine de la Ria, ayant en moyenne 2 km de large, long de 4 km, avec des profondeurs décroissant progressivement de 30 m à 20 m, 10 m, 5 m et moins.

Ce golfe envoie dans l'intérieur des terres deux digitations bien distinctes, l'une étroite et longue, dirigée dans le sens ouest-est, et qui est un estuaire, le Río del Puerto, l'autre plus courte et n'allant pas en se

rétrécissant, dirigée dans le sens sud-nord, et qui est une Ensenada où ne débouche aucun cours d'eau important : la Ensenada de la Vasa.

Le Rio del Puerto, qui prend sa source dans les montagnes, est un torrent courant sur 24 km avant de parvenir, peu avant Puente del Puerto, au point que peut atteindre le flot de vive-eau. Devenu estuaire, il reste pendant 4 km emprisonné entre des berges peu distantes avant de déboucher, à la Punta Sandia, dans la partie marine de la Ria.

La Ensenada de la Vasa a 2 km de long sur 400 m de large en moyenne ; son orientation nord-sud la met entièrement à l'abri de la houle ; sa moitié amont est asséchable à marée basse à l'exception des étroits chenaux que suivent quelques ruisseaux. Le plus important de ces derniers provient d'un très maigre cours d'eau douce n'ayant que 2 km de long et qui débouche exactement au fond de l'Ensenada : cette dernière est en somme la partie ennoyée de la vallée de ce ruisseau.

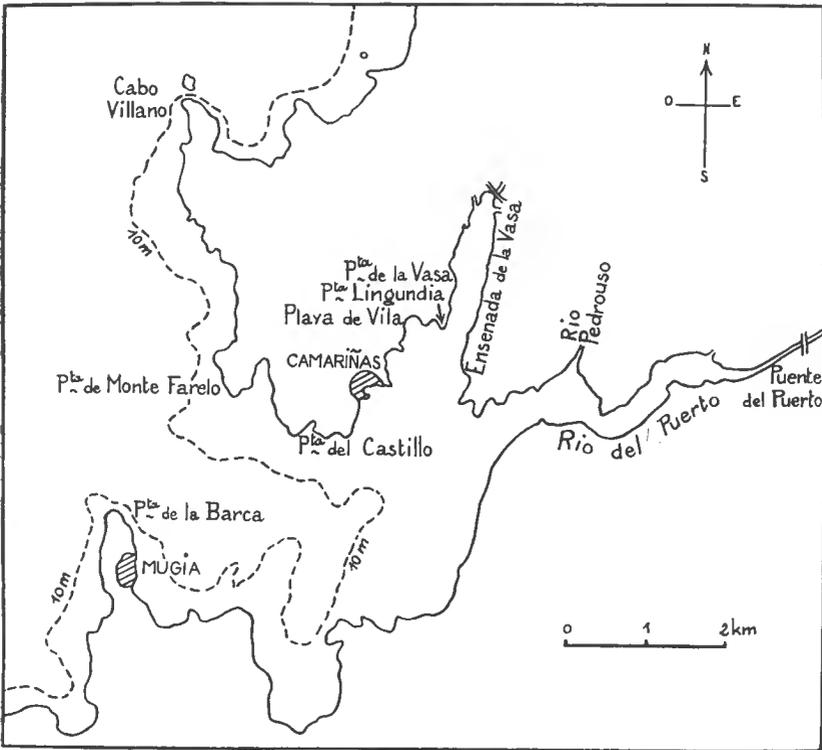


FIG. 2. — Topographie de la Ria de Camariñas.

Nous avons étudié toute la longueur de l'estuaire du Rio del Puerto et toute la longueur de l'Ensenada de la Vasa. Quant à la partie marine de la Ria, nous avons formé le projet d'étudier ses deux rives, droite

et gauche, mais nous n'avons pu examiner que la rive droite, la rive gauche étant, dans la majeure partie de sa longueur, dépourvue de chemins d'accès à la rive.

On trouvera dans le travail de 1963 d'autres renseignements généraux sur la Ria de Camariñas, en particulier pour les températures et les salinités.

On voit par ce que nous venons de dire, que la Ria de Camariñas offre, pour les comparaisons avec des domaines déjà connus ou pour celles qui seront faites éventuellement avec des domaines non encore examinés, une ressource que n'offraient pas les Rias de Vigo et del Barquero : à Camariñas nous n'avons pas seulement un estuaire (Rio del Puerto) passant à une Ria marine, offrant des gradations de l'eau douce à la mer en même temps que du calme aux vagues : nous avons en outre un diverticule digitiforme, l'Ensenada de la Vasa, qui n'est estuarien que très localement au débouché de ruisseaux insignifiants. C'est un long et étroit « golfe de Ria » qui pose *a priori* une question supplémentaire : de son fond à son débouché, y aura-t-il ou non, pour les *Littorina saxatilis*, une série d'aspects comparable à la série d'aspects que montrent les estuaires ?

En raison de cette question, la description des faits concernant cette Ensenada se fera à part. Nous commencerons par faire abstraction de ce diverticule et par examiner les *Littorina saxatilis* depuis le fond de l'estuaire du Rio del Puerto jusqu'à la mer (6 km) ; puis nous examinerons l'Ensenada depuis le fond jusqu'à son débouché dans la Ria (2 km).

Notons d'abord que, ici comme sur toutes les côtes ibériques, tous les individus de *Littorina saxatilis* appartiennent à la sous-espèce *tenebrosa* (nom qui n'implique nullement que tous les individus soient de teinte sombre).

I. Du fond du Rio del Puerto à la mer.

Tout au fond de l'estuaire, à Puente del Puerto, il n'y a pas de *Littorina saxatilis*. Elles n'apparaissent qu'à 1 km en aval, en un point de la rive droite que nous avons numéroté 1 (voir carte n° 3), et de là à la mer nous avons 11 points de récolte : de 1 à 6 pour la région estuarienne (Rio) et de 7 à 11 pour la partie marine (Ria).

Point n° 1. Les individus sont de grande taille. Max. 22 mm. Taille courante 14 mm. Forme plutôt élancée. Ex. : 22 sur 15 ; 18 sur 13 ; 14 sur 11 ; 12 sur 9 ; 10 sur 8 ; 7 sur 6.

Ces individus sont très semblables à ceux du fond de la Ria del Barquero. Leur costulation est la même, les côtes étant peu marquées et nombreuses, l'aspect est donc *rudis rudissima*.

Tous sont de coloration uniforme, généralement jaune (var. *lutea*), de la même teinte donc que dans la Ria del Barquero. Franchement *lutea* (ou tirant légèrement vers *aurantia*) chez 76 %, tirant vers le gris-blanchâtre chez 24 %.

Point n° 2. Côtes légèrement plus saillantes qu'au Point 1, sans qu'on puisse dire qu'elles soient moins nombreuses.

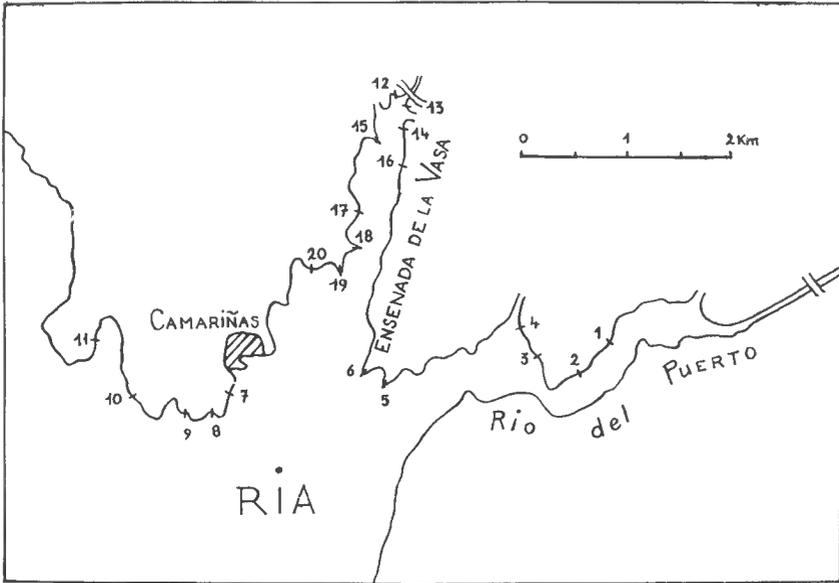


FIG. 3. — Situation et numérotage des points de récolte.

Tous les individus sont encore unicolores, mais avec un peu plus de catégories de teintes. Franchement *lutea* (ou tirant vers *aurantia*) chez 76 %, tirant vers le blanc-grisâtre chez 8 %, et *aurantia* chez 15 % dont quelques-uns tirent vers *miniata*.

Point n° 3. Sculpture semblable à celle du Point 2.

La coloration, cette fois, ne comporte plus uniquement des individus unicolores.

Ceux-ci sont la presque totalité : 97 %, dont 83 % *lutea* pouvant tirer vers le blanc-jaunâtre ou vers l'orange, et 14 % *aurantia*.

Mais 3 % sont bicolores : 1 individu appartient à la variété nouvelle *Salvati* avec une étroite ligne blanche sur fond jaune-orange ; les autres présentent, sur fond jaune-orangé, de fines lignes brunes spirales courant dans le fond de la plupart des sillons, et constituant par conséquent une tendance à la variété *lineata*.

Point n° 4. Côtes très légèrement plus saillantes que précédemment, et légèrement moins nombreuses.

96 % des individus sont unicolores : 82 % *lutea* pouvant tirer vers le blanc-jaunâtre ou vers l'orange ; 8 % gris très pâle ; 6 % *aurantia*.

4 % sont bicolores : 2,5 % tendant à *lineata* sur fond jaune-orange, du fait de fines lignes grises au fond de sillons, et 1,5 % tendant à *tesselata* du fait de quelques petits rectangles blancs (allongés dans le sens de la sculpture) sur fond blanc-jaunâtre.

Point n° 5. Sculpture semblable à celle du Point 4.

La coloration se diversifie de plus en plus nettement.

71 % des individus sont unicolores : 46 % *lutea* pouvant tirer vers le blanc-jaunâtre ou vers l'orange, 9 % *albida*, 6 % *aurantia*, 6 % gris, 4 % *miniata*.

29 % sont bicolores ou tricolores : 25 % tendent à *lineata* par des lignes grises ou brun-clair sur fond jaunâtre à grisâtre ; 1 % est *Salvati* ; 1 % *rubrolineata* ; 2 % *bi-interrupta* avec des tirets blancs et des tirets bruns sur fond jaune ou jaune grisâtre.

Point n° 6. Taille maxima 13 mm ; couraute 9 mm ; assez trapus : 13 sur 11 ; 10 sur 9 ; 9 sur 8 ; 6 sur 5,4 ; 4,9 sur 4,2. Sculpture plus variable que précédemment, montrant en moyenne des côtes plus saillantes et moins nombreuses.

Coloration d'une grande variabilité, et avec beaucoup moins d'individus unicolores.

45 % sont unicolores : 24 % *lutea*, 13 % *albida*, 6 % gris ou grisâtres, 2 % brunâtres.

55 % sont bicolores : 18 % sont des *lineata* imparfaits, dont 15 % font le passage de *lutea* à *lineata*, 1,5 % font le passage de *albida* à *lineata*, 1,5 % font le passage du gris à *lineata* ; 34 % sont des *lineata* véritables, dont 27 % sur fond jaune ou jaunâtre, 4 % sur fond blanchâtre et 3 % sur fond gris ; 2 % sont des *tessellata* imparfaits : quelques rectangles blancs sur fond jaunâtre ou brunâtre ; 1 % est *Salvati* avec une étroite ceinture blanche sur fond *miniata*.

Point n° 7. La sculpture est plus constante que dans la station précédente et, en moyenne, les côtes sont un peu plus saillantes et un peu moins nombreuses, arrivant ainsi à être bien plus saillantes et bien moins nombreuses que dans les premières stations.

Coloration moins variable qu'au point précédent, et avec beaucoup moins d'individus unicolores.

15 % sont de coloration homogène, la même pour tous, qui tient le milieu entre *lutea* et *aurantia*.

85 % sont bicolores : 12 % sont des *lineata* imparfaits, dont 7 % sur la teinte de fond dont nous venons de parler, 3 % sur teinte jaunâtre et 2 % sur teinte grisâtre. Et 73 % sont des *lineata* parfaits, tous sur fond jaunâtre.

Point n° 8. Sculpture semblable à celle de la station précédente.

Les individus unicolores deviennent exceptionnels.

6 % seulement sont d'une seule couleur, la même qu'au point précédent (entre jaune et orange).

94 % sont bicolores : 18 % sont des *lineata* imparfaits, dont 4,5 % sur fond jaune-orange et 13,5 % sur fond jaunâtre. Et 76 % sont des *lineata* parfaits, tous sur fond jaunâtre.

Point n° 9. Population pure. Avec une sculpture inchangée, tous les individus sont des *lineata* sur fond jaunâtre (100 %).

Point n° 10. Ici il y a deux populations distinctes, situées à deux niveaux différents. Alors qu'en France il existe un bon nombre de stations (en Bretagne) où peuvent se distinguer des niveaux dans les popu-

lations de *Littorina saxatilis*, en Espagne ce point-ci est le seul que nous connaissions.

Dans la partie haute de l'habitat, au-dessus du niveau d'humectation des pleines mers de morte-eau, c'est-à-dire au même niveau que dans les autres stations étudiées dans cet article, se trouve une population faite d'individus d'une certaine taille (4 à 9 mm, le plus souvent autour de 6 mm) qui sont tous *lineata* sur fond jaunâtre. Tous sont bien pointus, avec la même costulation que dans la station précédente.

Au-dessous du niveau d'humectation des pleines mers de morte-eau, et sur une hauteur considérable, presque jusqu'au niveau d'humectation des basses mers de morte-eau, se trouvaient de tout petits individus (de 1 à 6 mm, le plus souvent 3 mm), peu pointus, à côtes plus nombreuses et moins saillantes, mais avec une ouverture très grande nous faisant penser qu'ils appartiennent à la même sous-espèce (*tenebrosa*) que les autres populations ibériques. Beaucoup étaient rongés (bien plus fréquemment que ceux de la population du haut) de sorte qu'on ne pouvait pas les considérer comme des individus forcément très jeunes mais plutôt comme des individus à croissance très lente.

Cette population est beaucoup plus variée de couleurs, que celle du haut.

13 % des individus sont de teintes uniformes : 8,5 % *lutea*, 3,6 % *aurantia* et 1,2 % *albida*.

87 % sont bicolores. Parmi eux, 50 % sont des *interrupta* sur fond jaunâtre, grisâtre ou blanchâtre ; 13 % sont des *lineata* parfaits, sur fond jaunâtre ; 16 % tendent à *lineata*, sur fond *aurantia* (8,5 %) ou sur fond jaunâtre à grisâtre (7,5 %) ; 6 % sont *tessellata* sur fond jaunâtre à blanchâtre ; et il y a un *rubro-lineata*.

Point n° 11. La taille est modérée : max. 9 mm, taille courante 7 mm. La forme est plutôt trapue. Exemples : 9 sur 8 ; 6 sur 5,3 ; 4,9 sur 4 ; 4 sur 3,9. La sculpture est la même que pour le niveau haut de la station 10, les côtes sont peu nombreuses et bien marquées.

Pour la coloration, 100 % *lineata* sur fond jaunâtre.

Au-delà du Point n° 11, la falaise à pic est inaccessible, et tellement battue que nous supposons qu'il ne s'y trouve plus de *Littorina saxatilis*.

11. Ensenada de la Vasa.

Nous y numérotions les stations de récolte, de 12 à 20, en partant du fond et aboutissant à la Ria. La rive droite (Ouest) a été examinée de plaec en plaec sur toute sa longueur, la rive gauche ne comporte que 3 points d'examen (n° 13, 14 et 16) situés à peu de distance du fond.

Tout au fond débouche un petit ruisseau dont l'Ensenada constitue la vallée ennoyée. Partant de ce ruisseau et franchissant les berges meubles qui sont de part et d'autre de son débouché, nous avons examiné l'apparition des *Littorina saxatilis* sur les cailloux et rochers des berges. Les premières populations sont très peu abondantes. Nous avons pris 11 exem-

plaires sur la rive droite à la station n° 12 et 3 exemplaires sur la rive gauche à la station n° 13. Ces deux stations sont les seules où les conditions de vie peuvent tenir un peu de celles qu'offrent les estuaires véritables, car l'Ensenada est d'emblée très dilatée et l'eau du ruisseau y est rapidement diluée par l'énorme apport de la marée.

Nous réunissons les récoltes des points n° 12 et 13 pour en faire la description.

Point n° 12 et 13. Taille maxima 11 mm. Tous les individus ont le sommet très finement pointu et cette pointe est très dégagée, ce qui la rend très analogue à celle de la plupart des *Littorina littorea*, avec cette seule différence que chacun des premiers tours est un peu plus bombé que chez cette espèce. C'est donc une forme assez particulière.

La sculpture, encore plus particulière chez la plupart, est très faible pour le relief, mais très variable pour le nombre des sillons. Chez 11 des 14 individus (78 %) leur nombre est beaucoup plus faible que chez les *rudis rudissima* par exemple. Pour fixer les idées, chez un individu de 9 mm il n'y a au total que 14 sillons, y compris ceux de la base, et sur ce nombre il n'y en a que 4 sur les 3 mm de la partie moyenne du tour. Ces sillons sont très fins, presque sans profondeur, et l'intervalle qui les sépare est, chez 10 des 14 individus (71 %), une surface tout à fait plane au lieu d'être bombée et de pouvoir être appelée une côte. Ces intervalles plats rappellent ce qui se voit chez les *nigrolineata* et *compressa* de Bretagne, et ils sont même encore plus plats que chez la plupart de ceux-ci ; et les sillons sont encore plus fins et encore moins profonds que chez la plupart des *nigrolineata* et *compressa*.

Les quelques individus qui ne présentent pas l'état que nous venons de décrire, en sont proches avec des sillons un peu plus nombreux et des côtes un peu plus bombées, mais restent encore très différents de ceux qui peuplent le fond du Río del Puerto et qui ont une sculpture *rudis rudissima*.

Au point de vue de la coloration, 11 des 14 individus (78 %) sont gris-jaunâtres, 1 est gris, 1 est jaune-orange, ce qui fait 13 unicolores (92 %), et 1 (l'un de ceux qui ont les côtes plus nombreuses et plus bombées) est bicolore : sur une teinte de fond jaune-orange, le fond des sillons est brun-foncé, cet individu est donc *lineata*.

Point n° 14 (rive gauche). A partir d'ici, ont pu être faites des récoltes abondantes.

De même qu'aux stations 12 et 13, les individus sont tous très pointus et les intervalles entre les sillons sont le plus souvent plats. Mais pour ce qui est du nombre des sillons, s'il peut être aussi réduit qu'aux points précédents, il est plus grand dans la majorité des cas, et il n'est pas rare qu'il soit aussi grand que dans le Río del Puerto.

La coloration n'est plus uniforme que chez 47 % des individus, dont 33 % blanc-jaunâtre, 9 % *lutea*, 3 % *aurantia* et 1 % blanc-grisâtre. Elle est non-uniforme chez 53 %, dont 16 % *lineata* imparfaits sur fond gris-jaunâtre, 7 % *lineata* parfaits sur fond jaunâtre, 12 % *interrupta* sur fond plus ou moins brunâtre, 3 % passant de *interrupta* à *tractibus* ou *tessellata* (fond brunâtre), 8 %

passant de *tessellata* à *tractibus* (fond brunâtre), 5 % *lineata* passant à *interrupta* avec indication de *tractibus*, 1 % *rubrolineata*, 1 % *Salvati*.

Point n° 15 (rive droite). Le sommet, nettement moins fin qu'en 12, 13 et 14, est le même que dans le Rio del Puerto.

La sculpture, chez tous les individus, est faible comme chez *rudis rudissima* ; chez la plupart elle est serrée comme chez *rudis rudissima* ; chez quelques-uns seulement elle est moins serrée, sans être jamais aussi espacée que dans les précédentes stations.

Coloration uniforme chez 37 %, dont 23 % *aurantia*, 10 % entre *lutea* et *aurantia* et 4 % gris clair. Coloration non-uniforme chez 63 %, dont 25 % *bi-interrupta* (d'une tonalité d'ensemble gris-verdâtre à brun-verdâtre chez 23 % et orange-brunâtre chez 2 %), 37 % difficiles à classer portant des superpositions, selon les individus, d'éléments *interrupta*, *bi-interrupta*, *tessellata*, *tractibus*, sur tonalité brun-verdâtre, gris-verdâtre, grisâtre, jaunâtre, et 2 % *Salvati* à bande blanche sur fond gris-verdâtre.

Point n° 16 (rive gauche). Des individus sont aussi pointus que dans le fond de l'Ensenada, d'autres, bien plus nombreux, sont comme dans le Rio del Puerto, et il y a tous les intermédiaires. Sculpture comme au point précédent.

La tonalité d'ensemble est beaucoup plus jaune que dans les stations précédentes. En effet, parmi les individus de coloration uniforme qui constituent 61 % du total, les *lutza* dominant et constituent 50 % du total de la population, il y a 6 % d'individus jaune-brunâtre à jaune-verdâtre, 2 % grisâtres, 2 % *albida* et 1 % *aurantia*. Les 39 % bicolors comprennent 24 % *lineata* incomplets sur fond jaune, 2 % *lineata* à fines lignes noires serrées sur fond brunâtre, et 13 % tendant à la fois à *lineata* et à *tractibus*, sur fond jaune à brunâtre.

Point n° 17 (rive droite). Les individus très pointus sont encore plus rares qu'à la station précédente. Les côtes sont, en moyenne, un peu plus saillantes qu'aux stations précédentes. Leur nombre, souvent aussi élevé que dans le Rio, est assez souvent moindre, et parfois aussi faible que dans le fond de l'Ensenada.

La teinte jaune domine, un peu moins cependant qu'au Point n° 16. Il y a 67 % de teinte uniforme, dont 39 % *lutea* (de jaune très délavé à jaune-orange), 12 % jaune-blanchâtre ou blanc-jaunâtre, 1 % *albida*, 1 % grisâtres, 6 % *aurantia*, 6 % brunâtre-clair, et 1 % rosâtre-clair.

Teintes non-uniformes 33 %, dont 12 % *lineata* imparfaits sur fond jaunâtre en général, ou brunâtre, ou plus clair, 6 % *lineata* parfaits à lignes serrées sur fond jaunâtre à brunâtre, 2 % *rubrolineata*, 4 % *interrupta* jaunâtres, 4 % *bi-interrupta* ou y tendant, jaunâtres à brunâtres, et 4 % difficiles à classer, tenant d'*interrupta* et plus ou moins de *tractibus* en même temps.

Point n° 18 (rive droite). La forme du sommet est comme à la station précédente. La sculpture est moins variable que dans les stations précédentes, avec des côtes un peu plus saillantes en moyenne et dont le nombre est, en général, sensiblement à mi-chemin entre le nombre élevé se voyant dans le fond du Rio et le nombre faible se voyant dans le fond de l'Ensenada.

Le jaune est beaucoup moins bien représenté que dans les deux stations précédentes. 42 % sont unicolores avec 20 % *lutea*, 9 % jaune-blancâtre à blanc-jaunâtre, 6 % *aurantia*, 5 % blanc-grisâtre à gris et 2 % brun-clair. 58 % sont bicolors ou tricolors, dont 14 % *lineata*, à lignes le plus souvent beaucoup moins serrées que dans les stations précédentes, sur fond jaunâtre à brunâtre, 6 % *lineata* imparfaits sur fond jaunâtre, 8 % tendant à *bi-interrupta* sur fond jaunâtre, brunâtre ou grisâtre, 2 % *rubrolineata*, et 28 % difficiles à classer, généralement *interrupta* et *tractibus* en même temps, pouvant en outre être *bi-interrupta* partiellement, ou *tessellata* près de l'ouverture. Fond jaunâtre, grisâtre, brunâtre ou brun.

Point n° 19 (rive droite). Forme du sommet, comme dans le Rio. Costulation variable : certains échantillons sont presque lisses, d'autres ont des côtes très nombreuses et très peu saillantes (sculpture *rudis rudissima*), d'autres ont des côtes très nombreuses et sensiblement plus saillantes, quelques-unes enfin sont à sillons peu nombreux avec intervalles plats.

Coloration uniforme chez 55 % dont 41 % *lutea*, 7,5 % gris, 4 % *aurantia* et 2,5 % *miniata*. Coloration non-uniforme chez 45 %, dont 7 % *lineata* à lignes moyennement serrées sur fond jaunâtre, 6 % *lineata* imparfaits sur fond brunâtre et 33 % difficiles à classer, pouvant tenir d'*interrupta*, de *tractibus*, de *tessellata*, de *bi-interrupta*, sur fond jaunâtre, grisâtre ou brunâtre.

Point n° 20 (rive droite). Forme du sommet, comme dans le Rio. Costulations, comme au point précédent.

Dans la coloration le jaune est très dominant. Sur les 68 % qui sont de teinte uniforme, 64 % sont *lutea* et 4 % blanc grisâtre. 32 % sont bicolors ou tricolors, dont 11 % sont des *lineata* imparfaits sur fond jaunâtre, parfois brunâtre, 6 % sont des *lineata* parfaits à lignes généralement peu serrées, sur fond jaunâtre, parfois grisâtre ou brunâtre, et 15 % sont difficiles à classer, tenant de *interrupta*, *tractibus*, parfois de *bi-interrupta* ou de *tessellata*, sur fond jaunâtre à brunâtre.

COMMENTAIRE DES FAITS.

A. Commentaire des faits concernant le Rio et le Ria, en laissant de côté l'Ensenada.

Il est nécessaire d'abord de rappeler que, sur les 11 stations de l'ensemble Rio-Ria, il en est une, le Point n° 10, qui est exceptionnelle par la présence d'une population supplémentaire située en-dessous du niveau normal. Nous ne pouvons pas l'insérer dans notre vue d'ensemble où nous ne devons comparer que ce qui est comparable, et nous nous en occuperons spécialement ensuite, avant de passer à l'étude de l'Ensenada.

Les commentaires ci-dessous sont essentiellement comparatifs, et ils le sont à deux points de vue :

1° Comparaison, d'un point au suivant, des caractères des populations.

2° Comparaison de l'ensemble des résultats du Rio-Ria, avec les domaines analogues antérieurement étudiés.

1^o Comparaisons des divers points étudiés (en laissant de côté la population des niveaux bas du point 11).

Le fait le plus clair, le plus facile à exprimer, est la dissemblance complète des populations des deux extrémités.

Au fond du Rio, individus assez grands, assez élancés, sculptés de côtes très serrées et très peu saillantes, tous de coloration uniforme et claire, en grande majorité *lutea*.

A la station la plus marine, individus de taille modeste, plus trapus, sculptés de côtes peu nombreuses et assez saillantes, tous de coloration non-uniforme, tous *lineata*.

Le passage de l'un à l'autre de ces aspects peut être dit graduel pour la taille, pour la forme, pour la sculpture. En ce qui concerne la coloration, il y a des changements graduels si l'on veut, mais ce qui s'observe surtout c'est, dans les régions intermédiaires, une diversité qui contraste avec l'homogénéité des deux extrémités.

Cette diversité apparaît graduellement, d'abord (dès le point n^o 2), par une plus grande gamme de coloration des individus qui cependant sont encore, chacun, d'une teinte uniforme ; puis (dès le point n^o 3) apparaissent, en faible nombre, des individus de coloration non uniforme, tendant à la variété *lineata*, tendance qui s'accroît ensuite progressivement et chez des individus de plus en plus nombreux.

Puis le nombre des catégories se multiplie en même temps qu'augmente la proportion des individus de coloration non uniforme. Cette diversification atteint son maximum dans la région des points n^o 5 et 6.

Puis la diversification régresse, non pour revenir à la situation observée au départ, mais pour aboutir aux populations purement *lineata*.

En somme on pourrait penser, si l'on ne jugeait que par la Ria de Camariñas, que l'espèce très variable *Littorina saxatilis* développe une grande richesse d'aspects dans la région moyenne de la Ria grâce à des conditions de vie ne présentant pas de facteurs excessifs dans un sens ou dans un autre ; et que, allant de là vers un milieu estuarien, on voit disparaître divers aspects et ne subsister en fin de compte qu'un seul d'entre eux (*lutea* ou proche, avec sculpture de *rudis rudissima*), correspondant à la seule variété capable, peut-on penser, de supporter ces conditions d'estuaire ; et que, allant en sens inverse vers la mer agitée, on voit de même ne subsister qu'une seule variété, *lineata* bien sculptée, la seule, peut-on penser, capable de résister à ces conditions extrêmes.

2^o Comparaison avec des domaines antérieurement étudiés.

Les domaines avec lesquels la comparaison est possible, sont la Ria de Vigo et la Ria del Barquero.

L'essentiel de ce qui peut être vu dans la Ria de Vigo, a été relaté dans le travail n^o II, *J. de Conchyl.*, C, 1960, p. 23 : « Le résultat fondamental, c'est que les populations sont entièrement différentes aux deux extrémités, aucun individu de l'une ne peut être étiqueté de la même façon qu'un individu de l'autre. Au fond de la Ria, c'est une population homogène de *rudissima* de couleur jaune clair uniforme ; sur la côte c'est une population homogène à sculpture beaucoup plus forte, proche de

l'état qui caractérise *jugosa*, et avec coloration *lineata*. Dans les stations intermédiaires, l'état est encore bien différent : là règne la diversification, là se voient des systèmes *tessellata* et *zonaria* en plus des colorations uniformes et du système *lineata* ; là règne aussi la co-existence de ces divers aspects et, dans certaines stations, tous les intermédiaires entre eux. »

On voit que les résultats sont pratiquement les mêmes dans la Ria de Vigo et dans la Ria de Camariñas, et pourraient donc autoriser les mêmes conclusions. Il y a toutefois une différence notable : le système *zonaria* mentionné dans la Ria de Vigo n'existe pas dans la Ria de Camariñas (nous ne relevons pas, en sens inverse, le fait que les aspects *interrupta*, *bi-interrupta*, *tractibus*, ne furent pas mentionnés dans l'étude de la Ria de Vigo, car ces systèmes n'avaient pas encore été définis en 1960).

Faisons maintenant la comparaison avec la Ria del Barquero, dont l'étude fut publiée dans le travail n° VI (1964, *Cahiers de Biologie marine*, V, pp. 126-137).

Il y a accord entre la Ria de Camariñas et la partie amont de la Ria del Barquero mais non avec sa partie aval. A la page 129 il est écrit :

« Les stations les plus en amont sont peuplées de *lutea* à sculpture de *rudis rudissima*, puis s'y ajoutent des *zonaria*, *tessellata*, *interrupta*, puis des *lineata*, les *lutea* diminuent de nombre, les *lineata* augmentent, jusqu'à la station 10 où elles constituent 80 % de la population. Mais ensuite, au lieu de voir les *lineata* régner en maître, partout on les voit réduites à un rôle bien plus faible et même parfois faire défaut : leur absence est totale en arrivant à la côte battue (station 22) où il n'y a que la variété *nojensis*, lisse au point d'en être luisante, et de couleur uniformément verdâtre. Et, dans les stations comprises entre 10 et 22, il y a une diversité de composition des populations, d'une station à une autre, qui est tout à fait déconcertante et a incité les auteurs à poser un certain nombre de « difficiles problèmes ».

Il serait trop long d'énumérer ici ces « difficiles problèmes », et de plus ce serait inutile car nous devons constater que l'étude de la Ria de Camariñas n'aura contribué à la solution d'aucun d'entre eux. Au contraire, l'accord des résultats de Vigo et de Camariñas accentue, par contraste, le caractère particulier, donc « difficile », de la Ria del Barquero.

Il y a toutefois un point sur lequel c'est la Ria de Camariñas qui est à part tandis que les Rias de Vigo et del Barquero sont en accord : c'est la question de la variété *zonaria*, absente dans l'une, présente dans les deux autres. Ce n'est peut-être pas un problème majeur, mais c'est un problème.

3° Commentaires sur la population inférieure du Point 10.

L'existence de cette population constitue un cas très particulier, et a bien des points de vue.

a) D'abord, cette station 10 est le seul point des côtes ibériques où il ait été, jusqu'à ce jour, possible de distinguer deux niveaux dans les populations de *Littorina saxatilis*. En France, très nombreuses sont les

stations où on peut distinguer deux ou plusieurs niveaux, et elles s'y trouvent dans une seule région : la Bretagne, donc l'angle saillant nord-ouest de la France. Camariñas est à l'angle saillant nord-ouest de la péninsule ibérique, c'est là une analogie à noter.

b) La population de *Littorina saxatilis* descend ici jusqu'à un niveau exceptionnellement bas, presque jusqu'au niveau d'humectation des basses mers de morte-eau. En aucun autre point des côtes ibériques nous n'avons vu de fait comparable. Nous l'avons vu en diverses localités des côtes françaises mais toujours sur des grèves à très faible pente et garnies de pierrailles, et surtout en hiver, tandis qu'ici il s'agit d'une paroi à très forte pente et l'observation a été faite à la fin d'un été très ensoleillé.

c) La population inférieure a des caractères assez distincts de ceux de la population supérieure. En dehors du fait que la taille moyenne et la taille maxima y sont beaucoup plus réduites, il y a de fortes différences dans les caractères de forme, de sculpture, de coloration.

Pour ce qui concerne la forme, le sommet est moins dégagé, de sorte que la coquille est plus globuleuse. La sculpture, faite dans la population supérieure d'un petit nombre de côtes bien saillantes, comporte ici un plus grand nombre de côtes beaucoup moins saillantes. La coloration est encore plus distincte. Alors qu'en haut tous les individus sont *lineata*, en bas il n'y a que 13 % de *lineata*, et il y a par ailleurs 13 % d'individus de coloration uniforme, *lutea*, *aurantia*, *albida*, 50 % d'*interrupta*, et les autres sont des passages à *lineata*, des *interrupta*, des *tessellata*, un *rubrolineata*. En somme, en plein dans le secteur de la Ria où les peuplements sont arrivés à être purement *lineata*, nous avons une population supplémentaire qui est bien plus hétérogène et dont la variabilité nous ramène à celle de stations situées bien plus en amont. La variabilité, mais non la forme, qui est très globuleuse, alors que dans les stations situées franchement plus en amont la forme est élancée. C'est une population tellement à part, qu'il ne semble pas possible de croire qu'elle descende d'autres populations de la Ria. En particulier, il ne semble pas possible de croire qu'il s'agisse de jeunes (pouvant avoir une tolérance à l'immersion supérieure à celle qu'ont les adultes ?) des individus habitant plus haut dans la même station 10. Le sommet peu saillant s'y oppose. Le fait que les individus du haut, dès le sommet, sont *lineata* et jamais *interrupta*, etc., s'y oppose. Et d'ailleurs ce ne sont pas des jeunes, car beaucoup d'entre eux sont rongés, corrodés : c'est, selon toute apparence, une population à croissance beaucoup plus lente que les autres.

Alors, d'où vient cette population ? C'est une énigme. Il ne peut pas s'agir d'un apport massif et accidentel de larves, puisque l'espèce, vivipare, se reproduit sur place. Pourquoi cette population est-elle strictement localisée au lieu de se trouver aussi aux points 9 et 11 par exemple ? Tout cela est pour nous incompréhensible à première vue. Aussi avons-nous cherché à savoir s'il y avait en d'autres régions d'Europe, des faits analogues pouvant nous éclairer.

Sur les côtes scandinaves, que nous avons parcourues d'un bout à

l'autre, et où les marées sont encore plus faibles que sur les côtes d'Espagne, nous avons cependant trouvé, sur le littoral de l'Océan Glacial, une station présentant un étagement des *Littorina saxatilis* : à 10 km au N.-O. de Vardö sur la route de Persfjord. Les individus sont de taille comparable, assez grande, aux deux niveaux, mais ceux du haut (peu nombreux) sont allongés et lisses ou peu costulés tandis que ceux du bas (bien plus nombreux) sont plus renflés, à ouverture plus grande et plus ronde, et leurs côtes (nombreuses) sont plus saillantes (sculpture *rudis rudissima*). Il y a donc parallélisme avec le cas de Camariñas pour la forme, mais la différence concernant la sculpture est en sens inverse. Ce cas ne nous instruit donc pas.

En France il y a une vaste région où se rencontrent des populations étagées : la Bretagne, de la presqu'île de Quiberon au golfe normano-breton. Dans cette région-là, nombreuses sont les stations où la population de *Littorina saxatilis* présente un étagement. Cette région est l'angle N.-O. de la France ; Camariñas étant à l'angle N.-O. de la péninsule ibérique faisant saillie dans l'Atlantique comme le fait la Bretagne, on peut se demander si à cette analogie de situation ne correspond pas une analogie de conditions favorisant un étagement.

Mais nous avons toujours pensé que si, en France, la région bretonne présente de fréquents étagements de ses populations de *Littorina saxatilis*, ce n'était pas pour des raisons de climat mais pour des raisons d'amplitude de la marée : les marées y ayant autour de 9 m (et même 13 m dans le fond du golfe normano-breton), la zone d'habitat de chaque espèce est beaucoup plus étalée verticalement ; de plus, les vagues ne peuvent pas, pendant la marée basse, asperger les niveaux hauts aussi copieusement qu'elles le font là où la marée a 3 ou 4 m, ce qui est le cas sur les côtes ibériques. Par ces deux facteurs conjugués, les conditions de vie sont bien plus dissemblables entre le haut et le bas de l'aire d'habitat des *Littorina saxatilis* en France qu'en Espagne, ce qui favorise davantage les possibilités de ségrégation.

Quoiqu'il en soit, nous devons, constatant en Espagne un cas d'étagement, nous demander si la différence d'aspect des deux populations qui le constitue, correspond aux différences d'aspect qui se voient en France. Ou du moins avec certaines de ces différences car il faut dire qu'en France l'étagement n'est pas du tout équivalent entre toutes les stations où il se manifeste.

Nous avons trouvé une seule station française pour laquelle on puisse trouver un certain degré d'analogie avec ce qui a été constaté à la station n° 10 de Camariñas. C'est la Pointe du Raz.

Les falaises à pic qui ont rendu célèbre la beauté de la Pointe du Raz, interdisent à peu près partout d'accéder au niveau où pourraient exister des *Littorina saxatilis*, et d'ailleurs, étant donnée la force des vagues, nous supposons que, à peu près partout, leur existence même est impossible. Toutefois, en un site du flanc nord il y a un léger retrait, moins battu, et où en même temps la pente est un peu atténuée de sorte qu'on peut descendre jusqu'au niveau qui nous intéresse ; on y constate la présence d'une population de *Littorina saxatilis*, fort restreinte en étendue

et en nombre d'individus, mais étagée, sans que la séparation des deux étages soit aussi tranchée qu'à Camariñas.

Au niveau haut les individus sont relativement grands, la dimension courante est 9 mm. Ils sont généralement allongés avec sommet bien dégagé et ouverture ovale. Ils ont des côtes nombreuses, faibles, arrondies (sculpture *rudissima*). Chez la majorité, l'ornementation colorée est plus ou moins *lineata* : franchement *lineata* (une ligne foncée dans chaque sillon) chez 10 % ; *lineata* plus ou moins irrégulière chez 60 % (lignes plus ou moins interrompues, ou n'existant pas dans tous les sillons, ou peu perceptibles ; l'un de ces exemplaires est en même temps *zonaria*). Le reste de la population (30 %) est fait d'individus de teinte uniforme (*fulva*).

Au niveau bas, les individus sont beaucoup plus petits (5 mm le plus souvent), généralement beaucoup moins allongés avec sommet moins dégagé, tours plus ventrus et ouverture bien plus isodiamétrique. Le nombre des côtes ne diffère pas de ce qu'il est en haut, mais elles sont généralement plus saillantes et surtout, beaucoup plus tranchantes. Pour l'ornementation colorée, ils sont *tessellata* pour la majorité (59 %), d'autres (5 %) sont *flammulata*, disposition qui est apparentée à *tessellata*, d'autres (9 %) sont *zonaria*, et 26 % appartiennent à des catégories rencontrées plus haut : 13 % *lineata* (à lignes très pâles) et 13 % de teinte uniforme (*fusca*).

On voit que les analogies sont assez grandes entre la Pointe du Raz et Camariñas. Dans les deux cas les individus du haut sont bien plus grands que ceux du bas. Dans les deux cas les individus du bas sont bien plus ventrus que ceux du haut (toutefois à chaque étage la forme est plus élancée, moins ramassée, à la Pointe du Raz qu'à Camariñas). A Camariñas les individus du haut sont tous *lineata*, à la Pointe du Raz ils sont en majorité *lineata* ou apparentés à *lineata*. A Camariñas les individus du bas sont en majorité *interrupta* ou affines (passages à *tessellata*), à la Pointe du Raz ils sont en majorité *tessellata* qui est une variété affine à *interrupta*.

Il n'y a pas que des analogies : le nombre des côtes est le même aux deux étages de la Pointe du Raz alors qu'il diffère entre ceux de Camariñas. Il y a même une différence inversée : alors qu'à Camariñas les côtes sont plus saillantes à l'étage supérieur qu'en bas, à la Pointe du Raz les côtes (qui sont d'ailleurs différentes, étant tranchantes au lieu d'être arrondies) sont plus saillantes en bas qu'en haut.

Mais cette existence d'une discordance et d'une inversion n'empêche pas que les analogies l'emportent de beaucoup.

Cette analogie morphologique correspond-elle à une analogie de conditions de vie ? Peut-être. Les deux stations sont aux approches d'un domaine où la force des vagues frappant sans aucun frein sur une falaise verticale interdit l'existence des *Littorina saxatilis* (le cas de l'Océan Glacial cité plus haut est différent, c'est une station à Fucacées donc peu battue).

Ayant dit que la Pointe du Raz était la seule des stations françaises à population étagée, connues de nous, qui présente quelque analogie

avec Camariñas, il ne nous reste maintenant qu'à dire en quoi les autres stations françaises étagées en diffèrent.

Dans la majorité de ces stations l'étagement consiste en ce qu'il y a une population d'individus à lignes noires qui ne remontent pas autant que d'autres individus dépourvus de lignes noires, c'est donc le contraire de ce qui se voit à Camariñas et à la Pointe du Raz. Mais il faut dire que ces individus à lignes noires ont une forme différente de celle des *lineata* de Camariñas et de la Pointe du Raz : ils ressemblent à des tonnelets aux parois très épaisses, ils sont généralement appelés par les auteurs *nigrolineata* et non pas *lineata* et il se pourrait qu'il s'agisse d'une race différente pouvant avoir une écologie différente.

Dans d'autres stations françaises l'étagement ne met pas en jeu d'individus à lignes noires, et alors, presque toujours il ne consiste qu'en différences dans les proportions des représentants de telles ou telles variétés de colorations sans qu'il y ait de différence de forme ou de costulation, il ne peut donc alors rien y avoir qui, par rapport au cas de Camariñas, soit analogue ni inverse.

Toutefois il existe une station où s'observe une différence de costulation.

C'est à Quiberon, dans la petite anse-calanque se trouvant à l'endroit où la chaussée allant de la gare au vivier de la Côte Sauvage aborde la mer. Les variétés de coloration sont les mêmes aux divers niveaux, les contours aussi sont les mêmes, mais en bas les côtes sont plus marquées et moins nombreuses qu'en haut. Cette différence est en sens inverse de celle qui s'observe à Camariñas.

Les comparaisons auxquelles nous venons de nous livrer montrent une fois de plus combien est complexe l'étude de l'écologie des divers aspects de *Littorina saxatilis*.

B. Commentaire des faits concernant l'Ensenada.

Rappelons que la question qui se posait *a priori* au sujet de l'Ensenada, était de savoir si, de son fond à son débouché, les *Littorina saxatilis* montrent une série d'aspects comparable à la série qui se voit dans les estuaires et, plus spécialement, dans le Río del Puerto depuis son fond jusqu'à sa jonction avec l'Ensenada.

Les faits relatés dans les pages précédentes établissent que ce n'est pas le cas. Il y a de nettes divergences, les unes relatives à la coloration, les autres à la forme et à la structure.

De plus il s'avère que, alors que dans le Río la coloration et l'ensemble de la forme et de la sculpture évoluent conjointement, dans l'Ensenada elles évoluent indépendamment, ce qui nous oblige à les commenter séparément.

1^o Questions de coloration.

Il y a parallélisme avec le Río si on ne regarde que les extrémités : tout au fond de l'Ensenada, où les conditions sont quelque peu estua-

riennes au voisinage du ruisseau qui y débouche, les individus sont tous unicolores, et plus ou moins jaunâtres ; aux approches de la jonction avec le Río il y a, aussi bien dans l'Ensenada que dans le Río, un mélange d'individus unicolores et bicolores en quantités plus ou moins équivalentes, et les individus bicolores ont des teintes assez variées.

Mais si on regarde aussi les stations intermédiaires, la divergence est évidente. Elle consiste en ce que, presque dès le fond de l'Ensenada, dès la station 14 qui en est toute proche, la diversité est aussi grande qu'en arrivant au Río, alors que dans le Río il n'y a qu'une diversification lente et progressive.

Ce résultat est parfaitement normal et logique. L'Ensenada est en somme un diverticule de la région du Río-Ría où la diversité des couleurs est grande, et on ne voit pas bien pourquoi il ne serait pas peuplé de la même façon. Mais cette divergence est très instructive, elle nous apporte, semble-t-il, la preuve que c'est bien la dessalure régnant dans le Río qui empêche que ce Río soit peuplé, jusqu'au fond, de la même façon que l'Ensenada. La Ría de Camariñas nous a en somme procuré une dissociation des facteurs calme et dessalure, qui était très souhaitée.

Soulignons que les *zonaria*, curieusement absentes du Río, le sont aussi de l'Ensenada.

2° Questions de forme et de sculpture.

Les commentaires sont ici beaucoup moins simples que pour les questions de coloration, car nous sommes en face de traits qui n'existent en aucune façon dans le Río et posent donc des problèmes particuliers.

Ces traits concernent une proportion d'individus qui est variable selon les stations. Ils consistent dans le fait que le sommet peut être très dégagé et finement pointu comme il l'est chez *Littorina littorea* et que la sculpture, toujours très faible quant au relief, peut ne comporter qu'un nombre réduit de sillons et que les larges intervalles séparant ces sillons peuvent être plats au lieu d'être des côtes bombées.

Ces deux traits rappellent ce qui existe chez la variété *compressa* Dautz. et H. Fischer (et aussi chez *nigrolineata* qui est une *compressa* à lignes spirales noires).

C'est tout au fond de l'Ensenada, dans les stations 12 et 13 (un peu estuariennes) que ces traits sont les plus fréquents et les plus marqués ; en allant vers le débouché ils s'atténuent dans l'ensemble, mais se font néanmoins sentir tout au long de l'Ensenada. C'est là une différence très marquée avec ce que nous avons vu pour la coloration, et nous sommes donc amenés à rechercher un facteur responsable existant dans toute l'Ensenada et opérant surtout au fond.

Les stations 12 et 13 étant un peu estuariennes, nous pourrions penser que l'eau douce favorise ces traits ou, en tous cas, qu'elle ne leur est pas défavorable. Dire qu'elle les favorise serait en contradiction avec le fait que ces traits n'existent nulle part dans le Río del Puerto, bien plus estuarien que l'Ensenada. Nous sommes donc dans l'embarras et devrions peut-être plutôt penser à quelque différence d'ordre racial.

Faut-il chercher des rapports véritables avec *littorea* et *compressa* ?

Littorina littorea jouit dans le fond de l'Ensenada de la Vasa d'une prospérité tellement extraordinaire, lui permettant de s'étendre jusqu'à une altitude bien plus élevée qu'ailleurs, qu'une étude spéciale a été consacrée à cette population (FISCHER-PIETTE et SEOANE, 1962, *Bull. Cent. Étud. Rech. Sci. Biarritz*, 4 (2), pp. 171-185). A la faveur de cette pullulation, y aurait-il de nombreuses hybridations ? Nous ne le croyons pas. La coloration reste très distincte de celle de *Littorina littorea*, la sculpture n'a aucun rapport (les *L. littorea* ont des côtes serrées), et même l'apex, tout en ayant la même forme, est distinct en ce sens que chacun des tours de *Littorina saxatilis* est un peu moins plat que chez *Littorina littorea*.

Y a-t-il là une population de *compressa* comme il y en a eu en Bretagne ?

A vrai dire les individus de l'Ensenada n'ont pas la forme de tonnelets comprimés, à test épais, des *compressa*, de sorte que ce que nous pouvons plutôt nous demander, c'est s'il n'y a pas là une population rattachable à *compressa* sans lui être identique. Et s'il s'avère qu'il en soit ainsi, les conditions de vie particulières au fond de l'Ensenada sont-elles rattachables aux conditions où vivent des *compressa* en d'autres lieux ?

La variété *compressa* a été décrite du golfe normano-breton. C'est son vrai domaine. Elle y est abondante en de nombreuses stations, et ce simple fait exclut sa localisation en des points strictement comparables à l'Ensenada, d'autant plus que de tels points n'existent pas dans cette région. Les stations où elle est particulièrement développée sont surtout des stations peu battues, en particulier dans les embouchures des vallées ennoyées. En ces stations peuvent se manifester des dessalures modérées, assez comparables à celles qui existent dans le fond de l'Ensenada de la Vasa. Mais les *compressa* ne sont nullement confinées à ce type de régime ; et elles ne sont nullement confinées à des stations aussi calmes que l'est le fond de l'Ensenada. Notre comparaison, certainement très valable, avec les *compressa* de la côte nord de Bretagne n'est donc pas entièrement démonstrative.

Nous avons cherché si en dehors de la région bretonne nous trouvions d'autres faits instructifs. Nous avons donc examiné tout l'ensemble de nos récoltes, effectuées de Gibraltar à l'Océan Glacial.

Cela nous a d'abord amenés à constater que le caractère du sommet dégagé et finement pointu, existe en beaucoup plus de localités que nous ne le pensions tandis que le caractère des côtes plates et larges existe en peu de localités (en dehors de la Bretagne). Le premier n'a donc qu'une importance secondaire pour la question qui nous occupe, le second est donc celui auquel nous devons nous attacher le plus.

La co-existence des deux caractères n'a été observée par nous en aucune station non bretonne de France, ni en aucune station du Portugal, d'Espagne du Sud ni du Maroc. Elle n'a été constatée qu'en quelques stations d'Espagne du Nord et de Scandinavie, dont nous nous occupons ci-dessous.

En Espagne du nord ces stations sont au nombre de trois en plus de

Camariñas. Ce sont la Ria de Ribadeo (à la limite de la Galice et des Asturies), le port de Perlora (près Gijon) et la Ria Niembro plus à l'Est dans les Asturies (près Llanes).

Nous allons donner quelques détails sur la Ria de Ribadeo, qui en vaut la peine, et parlerons des autres bien plus sommairement.

La Ria de Ribadeo est le très long estuaire de l'important Rio Eo. L'eau y est donc saumâtre, sauf en aval de Ribadeo dans les derniers kilomètres, en raison de la profondeur qui y existe. Une récolte faite (en 1965) en amont de Ribadeo, dans la petite anse située immédiatement au sud de l'embarcadère pour Castropol, contient 7,6 % d'individus costulés comme ceux de l'Ensenada de Camariñas ; parmi eux 3,3 % n'ont pas le sommet très pointu, et 4,3 % l'ont et sont donc conformes à ceux de Camariñas.

Ribadeo est sur la rive gauche. En face, sur la rive droite, se trouve Castropol. Dans une récolte faite en 1960 dans le port de cette ville, 35 % des individus sont conformes à ceux de Camariñas : même costulation et même sommet. Et les plus adultes d'entre eux ont le test épais autour d'une ouverture bien arrondie, ce qui rappelle la variété *compressa* bien plus que ne le font les individus de Camariñas. Ici donc, les traits observables dans le fond de l'Ensenada de Camariñas sont encore plus accentués, pourrait-on dire. Nous ne sommes pourtant pas dans une Ensenada comparable puisque nous sommes dans un estuaire, toutefois, par rapport à la station de la rive gauche, celle-ci, étant un port, est encore plus calme, nous retrouverions donc ici le calme comme un des facteurs favorisants.

Juste en aval de Castropol, débouche dans la Ria une vaste digitation latérale, Ensenada comparable à celle de la Ria de Camariñas sauf le fait qu'elle constitue l'estuaire d'un cours d'eau relativement important. Nous n'avons pas pu faire de récoltes dans sa région amont qui est meuble. Mais en avons fait à mi-parcours, en accédant à la grève à la faveur du débouché d'un petit ruisseau, le Rio Berbeza. Nous avons fait deux récoltes, une sur la côte dégagée de l'Ensenada juste en amont du ruisseau, l'autre dans le débouché du ruisseau.

Dans la station la plus éloignée de l'eau douce il y a 45 % d'individus costulés comme ceux de Camariñas dont 22,5 % avec sommet bien pointu ; dans l'autre, il y a 23 % d'individus costulés comme ceux de Camariñas dont 11,5 % avec sommet bien pointu.

Le cas suivant est celui du petit port de Perlora, situé entre Aviles et Gijon. C'est une dilatation de l'estuaire d'un petit cours d'eau, qui a été aménagée en port derrière des brise-lames. Deux récoltes ont été faites (en 1959), l'une dans un retrait qui est bien abrité, l'autre dans un lieu moins bien abrité.

Tous les exemplaires sont bien pointus. Au point le mieux abrité, un individu sur 40 (2,5 %) est costulé comme à Camariñas. Au point moins abrité, aucun (sur 43).

Voyons enfin la Ria Niembro (près de Llanes). C'est un domaine de topographie fort compliquée, une minuscule mer intérieure au fond de laquelle un cours d'eau d'une certaine importance se précipite par une

haute cascade, et qui est coupée en deux par un étroit défilé à mi-trajet de la mer ouverte. Nous avons récolté des *Littorina saxatilis* en 1963. Il n'y en a pas en amont du défilé. Dans le défilé, toutes sont très pointues et 9,5 % d'entre elles ont la sculpture observée à Camariñas. A la sortie du défilé, face aux vagues qui viennent jusque là, les sommets sont encore pointus chez la plupart des individus mais la sculpture ne concorde plus chez aucun. Dans une autre station (Playa Barro) située plus près de la mer, dans une large dilatation de la partie aval de la Ria où l'eau saumâtre ne doit plus guère se faire sentir et qui constitue une baie profonde où les vagues sont bien plus amorties qu'au point précédent, de nouveau tous les sommets sont pointus, et il y a de rares individus costulés comme à Camariñas : 3,7 %.

Il semble donc qu'ici encore, nous voyons les caractères dont nous nous occupons, être favorisés par l'absence de vagues, sans toutefois que les courants interdisent leur présence. Mais l'eau saumâtre non plus, ici, n'interdit pas leur fréquence.

On voit que toutes les stations espagnoles où se trouvent des individus rappelant ceux de Camariñas, sont des endroits calmes.

Au-delà de la côte française il y a toute une région qui offre des possibilités de comparaison : celle des côtes scandinaves, du Kattégat à l'Océan Glacial que nous connaissons jusqu'à la frontière soviétique.

Même sans parler des fjords, en de très nombreux secteurs de ces régions la côte proprement dite est précédée d'une telle quantité d'îles sur une si grande distance, que la houle ne peut pas parvenir jusqu'au continent.

Et surtout il y a les fjords, qui peuvent comporter des digitations très comparables à l'Ensenada de la Vasa.

La grande majorité des 29 stations scandinaves que nous avons étudiées se trouve dans les conditions de calme dont nous venons de parler ; mais il n'y en a que 4 pour lesquelles la morphologie de *Littorina saxatilis* présente quelque analogie avec ce qu'elle est au fond de l'Ensenada de la Vasa.

Deux d'entre elles sont dans le fjord de Trondheim : un point situé à 3 km à l'ouest de cette ville ; et Steinkjer, tout au fond du fjord. Les deux autres sont : Røsvik-Sørfold, dans le fjord Sørfolda situé au N.-E. de Bodø ; et Inhavet, au fond du Sagfjord situé à mi-distance entre Bodø et Narvik.

En chacune des récoltes de ces localités il y a une proportion (variable d'une station à l'autre) d'individus aussi pointus que ceux du fond de l'Ensenada de la Vasa. C'est à Trondheim que cette proportion est la plus faible.

Et dans l'une de ces récoltes, celle de Trondheim, il y a quelques individus dont la sculpture est faite de sillons assez écartés séparés par des espaces plats, comme au fond de l'Ensenada de la Vasa. Parmi ces quelques individus, les uns ont le sommet peu pointu, les autres ont le sommet bien pointu et sont donc très analogues à ceux du fond de l'Ensenada de la Vasa.

De ce que nous venons de dire nous semblent résulter les conclusions suivantes. *Littorina saxatilis compressa*, qu'on pouvait croire localisée à la Bretagne, se retrouve ailleurs, très sporadiquement et presque toujours sous forme imparfaite, la station de Castropol étant la seule où la forme parfaite puisse être atteinte. Nous rattachons à cette variété les individus de l'Ensenada de la Vasa. Dans celles de ces quelques localités qui ne sont pas en Bretagne (Espagne et Scandinavie) règne le calme, que nous pouvons donc considérer comme étant favorable à cette forme sans être déterminant de sa présence.

En somme cette forme *compressa* pose un peu le même problème qu'avaient posé la forme *nojensis*, présente dans la région de Santoña mais se retrouvant localement très loin de là à Vares, et la forme *sellensis* abondante à Ribadesella et se retrouvant de même à Vares (voir notre travail de 1964 sur les difficiles problèmes posés par l'étude de la Ria del Barquero).

Mais cette fois nous croyons que notre enquête n'aura pas été uniquement négative ou déroutante. Nous pensons qu'elle peut contribuer à résoudre un problème qui s'est posé à la suite du travail de M^{lle} DEYGLUN (Diplôme d'Études, Paris, 27 octobre 1955, Biologie comparée de deux sous-espèces de *Littorina saxatilis*), celui de savoir si *nigrolineata* est une variété de *saxatilis*, ou une espèce distincte de *saxatilis*.

M^{lle} DEYGLUN avait fait ressortir deux différences importantes entre ces formes : 1^o *nigrolineata* n'atteint pas le niveau maximum d'habitat de *saxatilis* ; 2^o *nigrolineata* pouvait passer pour ovipare alors que *saxatilis* est réputé vivipare, car M^{lle} DEYGLUN ne put jamais trouver dans la cavité palléale de *nigrolineata* les jeunes qu'on trouve dans celle de *saxatilis*.

Une troisième constatation fut ajoutée ensuite, par CRISP et FISCHER-PIETTE (1959, *Ann. Inst. Océanogr.*, XXXVI, 2, pp. 364-365) : *nigrolineata* avait une frontière méridionale très distincte de celle de *saxatilis*, car ces auteurs la trouvèrent jusqu'à St. Guénolé (Penmarc'h) mais pas plus au sud, alors que *saxatilis* atteint le détroit de Gibraltar (et le golfe de Gabès).

L'enquête que nous venons de faire apporte des éléments nouveaux, car si l'on traite de *nigrolineata* à part de *saxatilis* on doit nécessairement y inclure *compressa* qui n'est qu'une *nigrolineata* dépourvue de lignes noires.

Or nous venons d'admettre que *compressa* existe en Espagne, par-ci, par-là, ce qui atténue beaucoup la valeur de l'argument de CRISP et FISCHER-PIETTE. D'autre part dans la Ria de Camariñas existent, dans l'Ensenada de la Vasa, tous les intermédiaires morphologiques entre *saxatilis* et des échantillons que nous venons de considérer comme des *compressa* imparfaits. Il en est de même à Trondheim. Et dans la Ria de Ribadeo nous avons trouvé tous les intermédiaires entre ces formes imparfaites et des *compressa* parfaits. Ajoutons une donnée supplémentaire à cette question des formes de passage. Dans la rivière d'Étel, qui est une petite mer intérieure comme le Morbihan mais sans les vagues du Morbihan, nous avons fait une récolte loin de l'embouchure et avons

constaté que tous les individus ont le sommet aussi pointu que dans l'Ensenada de la Vasa et que les côtes, toujours plus bombées que dans l'Ensenada, et presque toujours plus nombreuses, peuvent toutefois ne pas être plus nombreuses.

Tous ces faits constituent des arguments tendant à faire considérer *nigrolineata* comme une simple différenciation de *saxatilis*. Ajoutons que l'examen de la Ria de Camariñas nous a amenés à faire connaître (à propos de la population basse du Point 10) qu'en divers points des côtes européennes il y avait des populations étagées même en absence de *nigrolineata*, ce qui enlève de l'importance à l'un des deux arguments de M^{lle} DEYGLUN. Au sujet de l'autre argument, celui de l'oviparité, il faudrait entreprendre d'examiner si les intermédiaires entre *saxatilis* et *nigrolineata* sont ovipares, vivipares, tantôt l'un, tantôt l'autre, etc. La discussion n'est pas close et nous ne prétendons nullement la clore. Nous avons l'intention de la poursuivre, ne serait-ce qu'avec nous-mêmes s'il ne se présente pas d'autres interlocuteurs.

Au point de vue des facteurs commandant la présence des *compressa* ou affines, nous ne pouvons pas dire grand chose. Le calme semble favorisant mais non déterminant, la dessalure en général existe légèrement mais tantôt (au fond de l'Ensenada de la Vasa) elle pourrait passer pour favorisante, tantôt (Rio Berbeza) pour défavorisante. Dans l'Ensenada de la Vasa, qui n'est pas favorable aux *rudis rudissima* autant que l'est le Rio del Puerto, on pourrait suggérer que c'est la faiblesse de la concurrence qui a favorisé (surtout dans les stations 12 et 13) la présence d'individus rattachables à *compressa*. A vrai dire, nos longues fréquentations des grèves nous ont rendu sceptiques vis-à-vis de beaucoup de suppositions de concurrence, mais nous devons néanmoins mentionner cette possibilité.

Résumé.

Notre étude a comporté :

1. Une analyse des populations de la Ria de Camariñas, depuis le fond du Rio del Puerto jusqu'à la mer, en laissant de côté l'Ensenada de la Vasa, long diverticule latéral situé à mi-chemin.
2. Une analyse des populations de l'Ensenada de la Vasa.
3. Un commentaire des faits concernant le Rio-Ria en laissant de côté l'Ensenada. Ils sont très analogues à ce qui se voit dans la Ria de Vigo (*rudis rudissima lutea* à une extrémité, *lineata* à l'autre, grande variabilité dans la région moyenne), mais les *zonaria* font défaut, et il y a, près de la mer ouverte, une station comportant une population basse supplémentaire. C'est le seul cas d'étagement observé sur les côtes ibériques et nous effectuons la comparaison des cas observés en France et en Scandinavie.
4. Un commentaire des faits concernant l'Ensenada. Dans cette digitation qui n'est pas un estuaire, les populations sont, presque jusqu'au fond, colorées avec autant de diversité que dans la partie moyenne (où débouche l'Ensenada)

du Rio-Ria, ce qui est normal et nous confirme que, dans les estuaires, c'est bien la dessalure qui est le facteur empêchant beaucoup de variétés de coloration de pénétrer jusqu'au fond. Les *zonaria* font défaut dans l'Ensenada aussi. Au point de vue de la sculpture, l'Ensenada contient des individus rattachables à *nigrolineata*, forme bretonne ; à l'occasion de cette constatation, nous discutons le problème du rang (espèce ou variété ?) de *nigrolineata* en nous adressant à diverses localités d'Espagne, de France et de Scandinavie. Cette discussion est en faveur de la thèse du rang de variété.

Laboratoire de Malacologie du Muséum.